

A turbulencia hatása a zooplanktont alkotó rákközösség szerkezetére

Baranyai Eszter¹ és G.-Tóth László²

¹Magyar Hidrológiai Társaság, Budapest – ²MTA ÖK Balatoni Limnológiai Intézet, Tihany

Kivonat: Az energia-disszipációs ráta értékei a kétféle becslés alapján a Balatonban $1,70 \cdot 10^{-7}$ és $3,60 \cdot 10^{-1} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ között, illetve $2,4 \cdot 10^{-4}$ és $2,5 \cdot 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ között változtak. A kétféle energiadisszipációs értékekből számolt Kolmogorov-távolság értékek $0,25 - 0,42 \text{ mm}$, illetve $0,15$ és $0,27 \text{ mm}$ között alakultak. Mivel a balatoni zooplankton mérettartománya átlagosan $0,25 - 2,5 \text{ mm}$ közé esik, az adatokból kitűnik, hogy a Kolmogorov-távolság a Balaton vízterében a vízmélység és a szélesség függvényeként gyakran olyan mérettartományba esik, amely a zooplankton méretével megegyezik. Számításaink alapján kapott Kolmogorov-távolságok szerint a Balaton turbulens viszonyai gyakran kedvezőtlen környezetet teremtenek a zooplankton társulás számára.

Kulcsszavak: Balaton, zooplankton, energiadisszipációs ráta, Kolmogorov-távolság..

Bevezetés

A Balaton nagy kiterjedésű vízfelülete lehetővé teszi, hogy a szél nagy mennyiségű energiát adjon át a víztömegnek. Sekélysége okán a kinetikai energia elnyelődésére csak kevés tér áll rendelkezésre, melynek következtében a tó vize általában erősen turbulens. Vizsgálatok kimutatták, hogy a plankton-szervezetek nagysága egy adott víztestben nem lehet nagyobb a turbulens áramlások legkisebb örvény átmérőjénél (Kolmogorov-távolság). Ellenkező esetben egy kritikus érték felett az érzékenyebb planktonszervezeteket a rájuk ható nyírófeszültség roncsolja (Margalef 1978; Reynolds 1992a,b, 1998; O'Brien 2002; O'Brien et al. 2004). Az erős áramlási viszonyok csökkentik a ragadozó fajok predációs sikerét (Rothschild & Osborn 1988; MacKenzie & Leggett 1991), a szűrő szervezetek estében zavarhatja a szűrés folyamatát, mivel a turbulens örvények interferálhatnak az állat által keltett táplálékszerző örvényekkel (Rothschild & Osborn 1988; Alcaraz et al. 1994; Kiørboe & Saiz 1995; Visser & Stips 2002; Visser et al. 2009).

Anyag és módszer

A balatoni zooplankton szerkezetét 2006. áprilisától 2007. októberéig heti gyakorisággal vizsgáltuk különböző vízrétegekben az MTA ÖK Balatoni Limnológiai Intézet előtti: a nádasban (vízmélység 55 cm), valamint onnan 25 m (220 cm), illetve 200 m távolságban (330 cm). Valamint a Balaton hossz tengelye mentén 5 mérőponton: Keszthely (vízmélység: $310-330 \text{ cm}$), Szigliget ($400-410 \text{ cm}$), Zánka ($430-440 \text{ cm}$), Tihany ($410-430 \text{ cm}$), Siófok ($430-460 \text{ cm}$) térségében, szintén vízrétegenkénti bontásban havi gyakorisággal. Mintát a felszíntől lefelé félméterenként Schindler-Patalas-féle mintavetővel vettünk. Az egyes mintákat 100 cm^3 térfogatban tömörítve $3,5 \%$ végkoncentrációjú formalinnal tartósítottuk. A turbulencia mérés a zooplankton mintavétellel térben és időben párhuzamosan történt, 16 MHz -es MicroADV 3D SonTek típusú Akusztikus Doppler Velociméterrel (ADV).

A turbulenciát a 3D turbulens sebesség-fluktuációk négyzetes középértékének gyökével (Root Mean Square, RMS-turbulence) jellemeztük és cm s^{-1} mértékegységben adtuk meg (Tennekes & Lumley 1972; Reynolds 1992b):

$$RMS[V_x] = \sqrt{\frac{\sum V_x^2 - (\sum V_x)^2 / n}{n-1}}$$

A velociméterrel kapott 3D sebesség-idősorokat WinADV szoftverrel dolgoztuk fel. A turbulens kinetikai energiadisszipációs rátát és a Kolmogorov-távolságot különböző szélességek, és vízszintek mellett Tennekes & Lumley (1972) és MacKenzie & Leggett (1993) nyomán számoltuk.

A turbulens kinetikai energiadisszipációt (ε , $\text{m}^2 \text{ s}^{-3}$) a mintavételi pontok átlagos vízmélységével (Z) és a szélességgel (W) számoltuk MacKenzie & Leggett (1993) után:

$$\varepsilon = \left(\left(\frac{\partial u}{\partial w} \right) C_D \right)^{\frac{3}{2}} \times \left(\frac{W^3}{0,4 z} \right) \times \left(\frac{1 W \text{ m}^{-3}}{0,001 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}} \right) = (6,045 \times 10^{-6}) \frac{W^3}{z}$$

A szél sebességét (W) a következő értékekben adtuk meg: $0,5$; 1 ; 2 ; 4 ; 8 ; 16 és 32 m s^{-1} . A tó átlagos mélységeként mintavételi pontjaink átlagos mélységével számoltunk, azaz $0,5$; $2,2$; $3,3$; 4 ; $4,3$; $4,45 \text{ m}$ -rel. A levegő sűrűsége (ρ_a) $1,2 \text{ kg m}^{-3}$, a víz sűrűsége (ρ_w) 998 kg m^{-3} , a vízfelszín és a szél közötti közegellenállási tényező (CD) $0,0015$ és a von Karman állandó $0,4$.

A turbulens kinetikai energiadisszipációs rátát a mintavételi pontok közepes vízmélységében a Taylor-egyenlettel (Luettich & Harleman 1990) is meghatároztuk:

$$\varepsilon = A \times RMS^3 l^{-1}$$

ahol az RMS az ADV velociméter által mért RMS-turbulencia, az A állandót 1 -nek, és a helyi hossz mértéket (l) 25 cm -nek feltételeztük, ami a Balaton átlagos hullámmagassága (G.-Tóth et al. 2011).

A Kolmogorov-távolságot (η_k , mm) a disszipációs rátából (ε) és a kinematikus viszkozitásból ($\nu = 1,1 \cdot 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$) számoltuk Tennekes és Lumley (1972) után:

$$\eta_k = \left(\frac{\nu^3}{\varepsilon} \right)^{\frac{1}{4}}$$

Eredmények

A balatoni zooplankton fajösszetétele

A vizsgálati periódus alatt összesen 13 planktonrák faj, 3 Copepoda és 10 Cladocera faj fordult elő (*1. táblázat*). A Copepodák és Cladocerák faj arányával összevetve az abundancia viszonyok pont ellenkező tendenciát mutattak, az adott időben a különböző mintavételi helyeken a zooplankton állományban legnagyobb mennyiségben a Copepodák képviselték magukat átlagosan 77% -kal 2006 -ban, és 63% -kal 2007 -ben, a Cladocerák pedig $23-37 \%$ -kal. 2006 -ban az *Eudiaptomus gracilis* dominált, 2007 -ben a *Mesocyclops leuckarti*.

A különböző mintavételi helyek planktonrák populációjának összetételét vizsgálva az egyes helyek között szembeötlő különbség tapasztalható. A különböző mintavételi helyek planktonrák közösségeit vizsgálva megállapítottuk, hogy a nauplius lárvák aránya a parti sávban majdnem a duplája volt, a nyíltvízhez képest. A Cladocera esetében ellentétes tendencia volt megfigyelhető, arányuk a nyíltvízben mintegy háromszorosa volt a litorális övben tapasztalhatónál. Hasonló tendenciát tapasztaltunk a Cladocera esetében a siófoki és a tihanyi mintavételi pontok összehasonlításakor, a Cladocera rákok ebben az esetben is inkább a mélyebb vizet preferálták. A Copepoda esetében nem figyelhető meg egységes tendencia, fajonként eltérő képet kaptunk. A nyíltvízhez képest az *Eudiaptomus gracilis* előfordulása csökkent a litorális zónában, illetve a Siófoki-medencében a litorális zóna Calanoida állománya eltérést mutatott a nyíltvízi állományokhoz képest. A Cyclopoida százalékos arányában nem mutatkozott számottevő különbség a minta-

vételi pontok között. Az egyedsűrűséget tekintve a két éves periódusban a Cladocera egyedszáma 0,15 és 284,7, a Calanoida 0,3 és 137,5 és a Cyclopoia 0,5 és 162,5, a nauplius lárváé 2,2 és 256,8 illetve a Crustacea összevonva 3,3 és 474 egyed l^{-1} között változott. Az egyedsűrűség a nyugati medencék felől a keletiek felé haladva csökkent, mind a két évben a Szigligeti-medencében találtuk a legnagyobb egyedszámot.

1. táblázat: Zooplankton fajösszetétel és mérettartomány 2006-2007-ben

Rend (alosztály)	2006-2007	Mérettartomány
Cladocera	<i>Alona affinis</i> Leydig	♀: 0,6-1,3, ♂: 0,7-0,9 mm
	<i>Alona rectangula</i> Sars	♀: 0,25-0,5 ♂: 0,25-0,32 mm
	<i>Bosmina coregoni</i> O. F. Müller	♀: 0,4-1,5 ♂: 0,3-0,6 mm
	<i>Bosmina longirostris</i> O. F. Müller	♀: 0,23-0,62 ♂: 0,4-0,45 mm
	<i>Daphnia cucullata</i> Sars	♀: 0,8-3,0 ♂: 0,7-1,5 mm
	<i>Daphnia galeata</i> Sars em. Richard	♀: 1-2,5 ♂: 1,2-1,5 mm
	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> Liévin	♀: 0,8-1,3 ♂: 0,7-0,9 mm
	<i>Leptodora kindtii</i> Focke	♀: 18 ♂: 6,5-9 mm
	<i>Leydigia</i> sp.	♀: 0,7-1,15 ♂: 0,6-1,0 mm
	<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman & Brady	♀: 0,5-2,0 ♂: 0,4-0,6 mm
	<i>Eudiaptomus gracilis</i> Sars	♀: 1,2-1,5 ♂: 1,0-1,2 mm
	<i>Cyclops vicinus</i> Ulianine	♀: 1,25-2,18 ♂: 1,15-1,50 mm
	<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus	♀: 0,9-1,3 ♂: 0,8-1,0 mm
Calanoida (Copepoda)		
Cyclopoida (Copepoda)		

A Balaton turbulenciája

Az RMS-turbulencia a szél- és hullámmozgás-mentes tóban 1,1 - 1,5 $cm\ s^{-1}$ körüli, 100-200 $cm\ s^{-1}$ szélességgel és enyhe hullámmozgás mellett pedig 1,5 - 3 $cm\ s^{-1}$ -re emelkedett. 400 - 600 $cm\ s^{-1}$ szélességgel, és az ehhez tartozó felszíni hullámmozgás közepette pedig már 4-13 $cm\ s^{-1}$ RMS-turbulenciát mérünk (mért max. érték 19 $cm\ s^{-1}$). A leggyakrabban, az esetek több mint 30 %-ban, az RMS-turbulencia értéke 1 és 2 $cm\ s^{-1}$ közé esett. 16 %-ban az érték 4 $cm\ s^{-1}$ felett volt, és 4 %-ban értéke a 10 $cm\ s^{-1}$ meghaladta. A legváltozatosabb RMS-turbulencia értékeket a keszthelyi mintavételi pont mutatta. Magas RMS-turbulencia értékével a keszthelyi mellett a nádas mintavételi pont tűnik ki a többi mintavételi pont közül.

Energia-disszipációs ráta, Kolmogorov-távolság

Vizsgálataink alapján az RMS-turbulencia, és az energia-disszipációs ráta sokkal nagyobb a sekélyebb vízoszlopban, a Kolmogorov-távolság pedig kisebb, mint a tó mélyebb víztereiben. A Balatonban a szélességből becsült turbulens kinetikai energia-disszipációs ráta $1,7 \cdot 10^{-7}$ és $3,60 \cdot 10^{-1}$ $m^2\ s^{-3}$, a Kolmogorov-távolság 0,06 és 1,67 mm között változott. A tóra jellemző átlagos éves 3,2 $m\ s^{-1}$ szélességgel mellett a tó eltérő vízmélységű mérőpontjain az energia-disszipációs ráta $4,45 \cdot 10^{-5}$ és $3,60 \cdot 10^{-4}$ $m^2\ s^{-3}$ és a Kolmogorov-távolság 0,25-0,42 mm között alakult (2. táblázat). A becsült energia-disszipációs ráta értékei folyamatosan növekedtek, a Kolmogorov-távolság értékei pedig csökkentek a különböző mintavételi pontok csökkenő átlagos mélységei mentén (Spearman rang korreláció $R=1$, $p<0,001$). Velociméter méréseiből Taylor-egyenlettel számított energia-disz-

szipációs ráta és Kolmogorov-távolság adatait a 3. táblázat tartalmazza. A medián értékek a fentiekben ismertetett tendenciát mutatták, az energiadiisszipációs ráta értékei folyamatosan növekedtek, a Kolmogorov-távolság értékei pedig csökkentek a különböző mintavételi pontok csökkenő átlagos mélységei mentén (Spearman rang korreláció $R=1$, $p<0,001$). Az energiadiisszipációs ráta medián értéke a vízmélységtől függően $2,4 \cdot 10^{-4}$ és $2,5 \cdot 10^{-3}$ $m^2\ s^{-3}$ között, a Kolmogorov-távolság 0,15 és 0,27 mm között változott.

2. táblázat: A turbulens kinetikai energiadiisszipációs ráta és a Kolmogorov-távolság szélességből és vízmélységből becsült értékei

Széls. $m\ s^{-1}$	Tihany nádas (0,5 m)		Tihany parti (2,2 m)		Keszthely (3,3 m)	
	ε	η_k	ε	η_k	ε	η_k
0,5	$1,37 \cdot 10^{-6}$	0,99	$3,43 \cdot 10^{-7}$	1,40	$2,29 \cdot 10^{-7}$	1,55
1	$1,10 \cdot 10^{-5}$	0,60	$2,75 \cdot 10^{-6}$	0,83	$1,83 \cdot 10^{-6}$	0,92
2	$8,80 \cdot 10^{-5}$	0,35	$2,20 \cdot 10^{-5}$	0,50	$1,47 \cdot 10^{-5}$	0,55
4	$7,03 \cdot 10^{-4}$	0,21	$1,76 \cdot 10^{-4}$	0,29	$1,17 \cdot 10^{-4}$	0,33
8	$5,63 \cdot 10^{-3}$	0,12	$1,40 \cdot 10^{-3}$	0,18	$9,38 \cdot 10^{-4}$	0,19
16	$4,50 \cdot 10^{-2}$	0,07	$1,12 \cdot 10^{-2}$	0,10	$7,50 \cdot 10^{-3}$	0,12
32	$3,60 \cdot 10^{-1}$	0,04	$9,00 \cdot 10^{-2}$	0,06	$6,00 \cdot 10^{-2}$	0,07
3,2 (átlagos)	$3,60 \cdot 10^{-4}$	0,25	$9,00 \cdot 10^{-5}$	0,35	$6,00 \cdot 10^{-5}$	0,39
Széls. $m\ s^{-1}$	Szigliget (4 m)		Zánka, Tihany (4,3 m)		Siófok (4,45 m)	
	ε	η_k	ε	η_k	ε	η_k
0,5	$1,89 \cdot 10^{-7}$	1,63	$1,76 \cdot 10^{-7}$	1,66	$1,7 \cdot 10^{-7}$	1,67
1	$1,51 \cdot 10^{-6}$	0,97	$1,41 \cdot 10^{-6}$	0,99	$1,36 \cdot 10^{-6}$	0,99
2	$1,21 \cdot 10^{-5}$	0,58	$1,12 \cdot 10^{-5}$	0,59	$1,09 \cdot 10^{-5}$	0,59
4	$9,67 \cdot 10^{-5}$	0,34	$9,00 \cdot 10^{-5}$	0,35	$8,69 \cdot 10^{-5}$	0,35
8	$7,74 \cdot 10^{-4}$	0,20	$7,20 \cdot 10^{-4}$	0,21	$6,96 \cdot 10^{-4}$	0,21
16	$6,19 \cdot 10^{-3}$	0,12	$5,76 \cdot 10^{-3}$	0,12	$5,56 \cdot 10^{-3}$	0,12
32	$4,95 \cdot 10^{-2}$	0,07	$4,61 \cdot 10^{-2}$	0,07	$4,45 \cdot 10^{-2}$	0,07
3,2 (átlagos)	$4,95 \cdot 10^{-5}$	0,40	$4,61 \cdot 10^{-5}$	0,41	$4,45 \cdot 10^{-5}$	0,42

3. táblázat: A turbulens kinetikai energiadiisszipációs ráta és a Kolmogorov-távolság értékei Taylor alapján

	Tihany nádas (0,5 m)		Tihany parti (2,2 m)		Keszthely (3,3 m)	
	ε	η_k	ε	η_k	ε	η_k
minimum	$9,67 \cdot 10^{-5}$	0,11	$1,88 \cdot 10^{-5}$	0,12	$4,65 \cdot 10^{-6}$	0,13
medián	$2,50 \cdot 10^{-3}$	0,15	$1,95 \cdot 10^{-3}$	0,16	$5,12 \cdot 10^{-4}$	0,23
maximum	$7,90 \cdot 10^{-3}$	0,34	$7,45 \cdot 10^{-3}$	0,52	$5,22 \cdot 10^{-3}$	0,50
	Szigliget (4 m)		Zánka, Tihany (4,3 m)		Siófok (4,45 m)	
	ε	η_k	ε	η_k	ε	η_k
minimum	$1,07 \cdot 10^{-6}$	0,06	$1,17 \cdot 10^{-6}$	0,14	$2,04 \cdot 10^{-6}$	0,13
medián	$4,32 \cdot 10^{-4}$	0,24	$3,49 \cdot 10^{-4}$	0,25	$2,40 \cdot 10^{-4}$	0,27
maximum	$8,74 \cdot 10^{-2}$	1,05	$3,32 \cdot 10^{-2}$	0,58	$4,96 \cdot 10^{-2}$	0,73

Részben a minimum és maximum értékeknél is megfigyelhető a korábban említett tendencia, de kiugró értékek is tapasztalhatók, például a szigligeti és a keszthelyi mintavételi pontoknál. E két utóbbi helyen a vízmélységből adódó értékektől eltérően az energiadiisszipációs értékek minimuma alacsonyabb, maximuma pedig magasabb, mint a hasonló vízmélységű tihanyi, zánkai, siófoki mintavételi pontoké.

A zooplankton fajok abundanciájának kapcsolata a Balaton turbulenciájával

A Balaton szuszpendált lebegőanyag tartalma átlagosan 30 $mg\ l^{-1}$, de a viharok által felkevert vízben a lebegő üledék mennyisége 500-600 $mg\ l^{-1}$ -t is elérheti. Mivel a lebegő -, elsősorban karbonát - részecskék méreteloszlása (0,2-10 μm) a *Daphnia*-félék ideális táplálék méretspektrumába esnek (Geller & Müller 1981; Sommer 1994), a lebegőanyag tartalom csökkenti e fajok táplálkozási hatékonyságát (G.-

Tóth 1988; G.-Tóth et al. 1987). A szűrő táplálkozású zooplankton esetében a turbulencia élénkülésével csökken a szűrőlábak által keltett áramlások hatékonysága is a táplálékreszcsekké gyűjtése során (Marrasé et al. 1990; Sommer 1994). Tennekes & Lumley (1972) modellje alapján a $0,5\text{--}32\text{ m s}^{-1}$ erősségű szélességtől és a vízmélységtől függően az energiadiSSIPációs ráta becsült értéke $1,70\text{ }10^{-7}$ és $3,60\text{ }10^{-1}\text{ m}^2\text{ s}^{-3}$ között alakult. A Taylor-egyenlet alapján számolt energia-diSSIPációs ráta medián értékei szintén a fentiekben ismertetett tendenciákat mutatták, és a vízmélységtől függően $2,4\text{ }10^{-4}$ és $2,5\text{ }10^{-3}\text{ m}^2\text{ s}^{-3}$ között változtak. A szigligeti és keszthelyi mintavételi pontok esetében kiugró értékek voltak megfigyelhetők. Az energiadiSSIPációs ráta maximális értékeinek eloszlása alapján arra következtethetünk, hogy a Balaton ezen térségében a zooplankton jobban ki van téve a turbulencia zavaró hatásának. Kutatások szerint a mérsékelt turbulencia ($\varepsilon < \sim 5 \times 10^{-6}\text{ m}^2\text{ s}^{-3}$) serkenti (Saiz & Alcaraz 1991; Visser & Stips 2002; Visser et al. 2009), míg a nagyobb turbulencia ($\varepsilon = \sim 5 \times 10^{-6}\text{--}10^{-3}\text{ m}^2\text{ s}^{-3}$) gátolja a zooplankton úszását, a zsákmány felderítését, a zsákmánnyal történő találkozás esélyét és a hatékony szűrést (Rotschild & Osborn 1988; Alcaraz et al. 1994; Kjørboe & Saiz 1995; Visser & Stips 2002; Visser et al. 2009).

A Tennekes & Lumley (1972) nyomán becsült energiadiSSIPációs rátából számolt Kolmogorov-távolság értékek $0,25\text{--}0,42\text{ mm}$, míg a Taylor-féle diSSIPációs rátából számolt $0,15$ és $0,27\text{ mm}$ között alakultak. A balatoni zooplankton mérettartománya átlagosan $0,25\text{--}2,5\text{ mm}$ közé esik (kivéve a *Leptodora kindtii*, amely akár a 18 mm -t is elérheti). Az adatokból kitűnik, hogy a Kolmogorov-távolság a Balaton vízterében a vízmélység és a szélesség függvényeként gyakran olyan mérettartományba esik, amely a zooplankton méretével megegyezik. Kimutatták, hogy a planktonszervezetek nagysága egy adott víztestben nem lehet nagyobb a turbulens áramlások legkisebb örvényméreténél, ellenkező esetben az érzékenyebb planktonszervezeteket a rájuk ható nyírófeszültség roncsolja (Margalef 1978; Reynolds 1992a,b; O'Brien 2002; O'Brien et al. 2004). A tavi plankton méreteloszlása ezért tolódik el tartós turbulens hatásra a kisebb mérettartomány felé (Herzig 1979; Alcaraz & Saiz 1991; Moisanter et al. 2002). Megállapíthatjuk, hogy a számításaink alapján kapott Kolmogorov-távolságok szerint a Balaton turbulens viszonyai gyakran kedvezőtlen környezetet teremtenek a zooplankton társulás számára.

Összefoglalás

Összefoglalva, a Cladocera rákok Copepoda rákokhoz viszonyított kisebb egyedszámának hátterében a Balatonban uralkodó, számukra kedvezőtlen turbulencia viszonyok állhatnak, mely szűrő táplálkozásukra gyakorolt kedvezőtlen hatásban, valamint a legkisebb örvények által keltett nyíró hatásban nyilvánulnak meg. A turbulencia negatív hatásának elkerülése tükröződik a zooplankton társulás tagjainak horizontális elhelyezkedésében is, melyben a kisebb testű nauplius lárvák a litorális régiót, míg a nagyobb testű adult egyedek a mélyebb víztesteket preferálták.

The effect of turbulence on the structure of the crustacean community constituting the zooplankton assemblage E. Baranyai and L.G.-Tóth

Abstract: Based on the two methods of assessment, values of energy dissipation rate varied in the range of 1.70×10^{-7} – $3.60 \times 10^{-1}\text{ m}^2\text{ s}^{-3}$ and 2.4×10^{-4} – $2.5 \times 10^{-3}\text{ m}^2\text{ s}^{-3}$. Kolmogorov length scales based on the energy dissipation rates calculated using the two different methods fell into the range of $0.25\text{--}0.42\text{ mm}$ and $0.15\text{--}0.27\text{ mm}$, respectively. Since the average size of zooplankton in Lake Balaton is in the range of $0.25\text{--}2.5\text{ mm}$, the data reveal that the Kolmogorov length scale in Lake Balaton, while constantly varying as a function of water depth and wind velocity, often coincides with the size of plankton organisms. According to the Kolmogorov length scales resulting from our calculations, turbulence in Lake Balaton often creates an unfavourable environment for the zooplankton assemblage.

Keywords: Balaton, zooplankton, energy dissipation rate, Kolmogorov length scales.

Irodalom

- Alcaraz M., Saiz E. (1991): External energy and plankton: New insights on the role of small-scale and turbulence on zooplankton ecology. *Oecologia Aquatica* 10: 137-144.
- Alcaraz M., Saiz E., Calbet A. (1994): Small-scale turbulence and zooplankton metabolism: Effects of turbulence on heartbeat rates of planktonic crustaceans. *Limnology and Oceanography* 39: 1465-1470.
- G.-Tóth L., P. Zánkai N., Messner O. M. (1987): Alga consumption of four dominant planktonic crustaceans in Lake Balaton (Hungary). *Hydrobiologia* 145: 323-332.
- G.-Tóth L. (1988): Táplálkozás-ökológiai kapcsolatok a planktonikus rákok és a szuszpendált anyagok között a Balatonban. Kandidátusi Értekezés, MTA, BLKI, Tihany, 119.
- G.-Tóth L., Párpala L., Balogh Cs., Tátrai I., Baranyai E. (2011): Zooplankton community response to enhanced turbulence generated by water-level decrease in Lake Balaton, the largest shallow lake in Central Europe. *Limnology and Oceanography* 56: 2211-2222.
- Geller W., Müller H. (1981): The filtration apparatus of Cladocera: Filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. *Oecologia (Berlin)* 49: 316-321.
- Herzig A. 1979: The zooplankton of the open lake. In: Löffler, H. (ed.): Neusiedlersee: the limnology of a shallow lake in Central Europe, Dr. W. Junk Publ., The Hague, Boston – London: 281-355.
- Kjørboe T., Saiz E. (1995): Planktivorous feeding in calm and turbulent environments, with emphasis of copepods. *Marine Ecology Progress Series* 122: 135-145.
- Luetlich R. A., Harleman D. F. (1990): A comparison between measured wave properties and simple wave hindcasting models in shallow water. *Journal of Hydraulic Research* 28: 299-308.
- MacKenzie B. R., Leggett W. C. (1991): Quantifying the contribution of small-scale turbulence to the encounter rates between larval fish and their zooplankton prey: the effects of wind and tide. *Marine Ecology Progress Series* 73: 149-160.
- MacKenzie B. R., Leggett W. C. (1993): Wind-based models for estimating the dissipation rates of turbulent energy in aquatic environments: empirical comparisons. *Marine Ecology Progress Series* 94: 207-216.
- Margalef R. (1978): Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1: 493-509.
- Moisanter P. H., Hench J. L., Kononen K., Paerl H. W. (2002): Small-scale shear effects on heterocystous cyanobacteria. *Limnology and Oceanography* 47: 108-119.
- O'Brien K. (2002): The effect of turbulent mixing on vertical distribution and biomass of phytoplankton populations, PhD. Thesis, Centre for Water Research, University of Western Australia, Crawley, 6009 Australia.
- O'Brien K. R., Meyer D. L., Waite A. M., Ivey G. N., Hamilton D. P. (2004): Disaggregation of *Microcystis aeruginosa* colonies under turbulent mixing: laboratory experiments in a grid-stirred tank. *Hydrobiologia* 519: 143-152.
- Reynolds C. S. (1992a): Fluid motion and Phytoplankton. – In: *Aquatic Ecology, Scale, Pattern and Process* (Eds.: P. S. Giller, A. G. Hildrew and D. G. Raffaelli), The 34th Symposium of The British Ecol. Soc. Uni. Coll. Cork 1992, Blackwell Sci. Publ. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, Paris, Berlin, Vienna 146-187.
- Reynolds C. S. (1992b): Turbulent Intensity and dissipation rate. In: Giller, P.S., Hildrew, A.G. and Raffaelli, D.G. (Eds.): *Aquatic ecology, scale, pattern and process*. The 34th Symposium of the British Ecol. Soc. Univ. Coll. Cork. Blackwell Sci. Publ. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, Paris, Berlin, Vienna.
- Rotschild B. J., Osborn T. R. (1988): Small scale turbulence and plankton contact rates. *Journal of Plankton Research* 10: 465-474.
- Saiz E., Alcaraz M. (1991): Effects of small-scale turbulence on development time and growth of *Acartia grani* (Copepoda: Calanoida). *Journal of Plankton Research* 13/4: 873-883.
- Marrasé C., Costello J. H., Granata T., Strickler J. R. (1990): Granzig in a turbulent environment: Energy dissipation, encounter rate, and efficiency of feeding currents in *Centropages hamatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 87: 1653-1657.
- Sommer U. (1994): *Planktologie*. Springer-Verlag, Berlin. 1-273.
- Tennekes H., Lumley J. L. (1972): *A first course in turbulence*. The MIT press, Cambridge, Massachusetts 1-310.
- Visser A., Stips A. (2002): Turbulence and zooplankton production: insights from PROVESS. *Journal of Sea Research* 47: 317-329.
- Visser A., Mariani P., Pigolotti S. (2009): Swimming in turbulence: zooplankton fitness in terms of foraging efficiency and predation risk. *Journal of Plankton Research* 31: 121-133.